

西藏的马先蒿属植物及其来源与演化的探讨*

杨 汉 碧

(中国科学院植物研究所)

摘 要

本文对西藏地区马先蒿植物的分类、演化、地理分布和来源进行了初步探讨。

1. 本属植物种类在西藏非常丰富,有108种,为全国总种数的33%。其中特有种35个,占总种数的35.9%。这一特点在藏东南地区表现尤为明显,这里拥有全西藏82.7%的种类和88%的特有种。

2. 从花、叶征状与演化关系来看,在藏东南地区具有从原始的互生叶无齿类型和对生叶有齿类型到有喙、有管的进化花冠类型,而且在演化上是非常活跃的。

3. 这里出现几乎各种形态类型的花粉,尤以独特类型的三沟、原始的三合沟占绝对优势。而且具进化类型的二合沟花粉的种几乎全是有喙、长管花的类型,二者之间的进化趋势和相关性十分明显。

综合上述特征,可以认为藏东南地区是本属植物的演化中心。

4. 根据毗邻地区的区系地理研究,认为西藏的马先蒿属植物主要来源于东部的川西、滇西北高原边缘山地,至于与其它地区如不丹、尼泊尔,和我国新疆、青海、甘肃的关系是不密切的,共同种类多系广布种。

我国西藏自治区位于青藏高原西南部,周围为喜马拉雅山脉,昆仑山脉和唐古拉山脉所环绕,幅员辽阔,地势高亢,是世界上最高最大,而且在地质史上最年轻的高原的主体。高原及其边缘山地这一独特而复杂的自然环境,对于这个地区植物的地理分布和系统发育有极其深刻地影响,在这些研究领域内具有特殊的意义。本文试图就编写西藏植物志^[1]过程中,接触到的马先蒿属植物来源与演化问题提出一些浅见。

一、马先蒿属简介

马先蒿属是 C. Linnaeus 于 1753 年建立的,模式种为 *Pedicularis sylvatica* Linn. 产欧洲。本属现有 500 种以上,主产北半球寒带及高山地带;我国约 340 余种^[2],约为总种数的 66%,主要分布于西南山区。

前人对马先蒿属作过较多的研究和修订,比较重要的系统有:1823 年 Steven^[3],1841^[4]、1846^[5]、1849^[6] 年 Bunge, 1846 年 Bentham^[7], 1888 年 Maximowicz^[8], 1890 年 Prain^[9],

* 全文及外文摘要承秦仁昌教授审阅、修改,图由张泰利同志清绘,谨此致谢。

1910、1918 年 Bonati^[40], 1924 年 Limpricht^[41], 1947、1948、1949 年 Hurusawa^[42], 1948—1949 年李惠林^[43], 1955 年钟补求^[44]。

在这些作者的工作中, Prain 和 Limpricht 分别提出了关于地理分区和起源迁移路线的见解, 钟补求先生基本上同意 Prain 的见解。关于演化, 都是以花冠和叶序的变化组合作为分类的依据, 但强调的方面有所不同。

钟先生总结了前人的成果, 提出了一个更为完善, 更加合理的新系统, 将本属分为 13 群 136 系(我国有 112 系), 阐明了它们的进化、变异及地理分布等关系。作者学习运用钟先生的新系统和观点, 就西藏的本属植物作了如下的分析, 但在其起源与迁移路线上却得出不同的结论。

二、西藏马先蒿属植物与演化中心

解放以来, 西藏地区曾进行过多次科学考察, 收采到大量宝贵资料和标本。作者通过这些标本的研究鉴定, 并综合文献记载, 共得马先蒿属植物种类 139 (其中种 108, 亚种 19, 变种 8, 变型 4), 分隶于 13 群, 58 系, 其中发现 7 个新种。仅就目前所知, 西藏的马先蒿属植物种占全国总种数的 33%, 系占 52%, 群占 100%, 显示了种类丰富, 演化活跃的特点。

1. 西藏马先蒿属植物的地理分布及其与邻近地区的关系

根据统计分析, 西藏地区马先蒿属植物集中分布于藏东南部(即念青唐古拉山东段以南与东喜马拉雅山系, 东抵横断山脉的伯舒拉岭, 南达中印边界, 西面与不丹接壤), 种类约占全地区的 82.7%, 其中特有种类占 88%。其次为南部(主要是在冈底斯山脉与喜马拉雅山脉之间雅鲁藏布江和它的支流流过的谷地及本区南界的喜马拉雅山脉), 种类约占 30.9%, 其中 12% 是特有种类。种类最少的是西北部(即羌塘、阿里地区), 约占 7.1%, 特有种类却无。

西藏东南部与四川西部、云南西北部关系密切, 共同的种类也较多, 达 51 (其中种 38, 亚种 8, 变种 4, 变型 1), 约占其分布的 44.3%。同样地, 我国西藏南部与不丹、锡金、尼泊尔及缅甸等地共有的种类共 27 (其中种 26, 变种 1), 约占其分布的 62.7%。位于本区东北部的青海和甘肃的种类与本区东南部共有的为 19 (种 16, 亚种 1, 变种 1, 变型 1) 与本区西北部共有的为 4 (种 3, 亚种 1)。而新疆地区却与本区西北部关系密切, 共有种类为 4, 约占其分布的 40%; 与青海、甘肃共有的为 2, 约占 20%, 其余均为广布种。

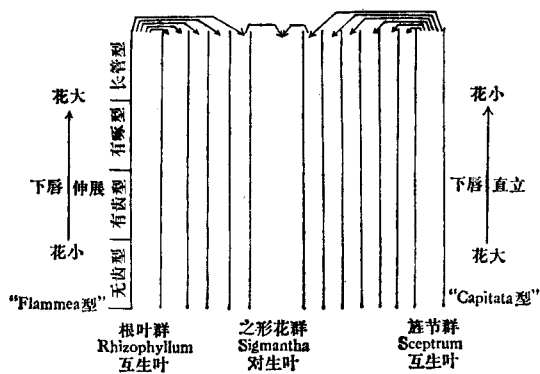
本区特有种类共 50 (其中种 35, 亚种 10, 变种 4, 变型 1) 占总种类的 35.9%。其中大部分分布在东南部地区, 为 44 (种 30, 亚种 9, 变种 4, 变型 1) 占特有种类总数的 88%。这些数字不仅说明特有种类富有的特点, 而且深刻地显示出本区, 特别是东南部地区, 在本属演化、发生上具有特殊的意义。

2. 花、叶征状的演化与地理分布关系

马先蒿属植物花冠的变异和变化极大, 一向被看作划分分类等级及探讨本属演化规律的主要依据^[45]。据钟先生的见解, 演化规律应是从无齿 → 有齿 → 有喙 → 长管。在其所分的 13 个群中, 以两个具互生叶的群, 根叶群 (Rhizophyllum) 及旌节群 (Scepttrum) 为最原始的群, 其它的 11 个群 (7 个对生叶群及 4 个互生叶群) 都是由此两群杂交、衍生

而来。两个“基本花冠型式”即指的此两原始群的花冠型式“Flammea”及“Capitata”（分别用此两群中最原始的种为其代表名称）。前者的花冠是下唇伸展，演化规律是花由小→大；而后者的花冠是下唇直立，演化规律是花由大→小（表 1）。

表 1 钟氏系统示意图



现据钟氏系统将西藏种类所属群系，就其花、叶演化关系，基本花冠型式及西藏各区种类征状比较分析如下（表 2，表 3，表 4）：

表 2 花、叶的演化关系与群系分布比较

| 花征状 西藏与 全国所 属群系 叶征状 | 无 齿 | | | | 有 齿 | | | | 有 喙 | | | | 长 管 | | | | 西藏 与全国 所属群 系百分 比 |
|---|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|------------------------------|
| | 群 | | 系 | | 群 | | 系 | | 群 | | 系 | | 群 | | 系 | | |
| | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | |
| 互生 | 1 | 3 | 3 | 9 | 0 | 5 | 0 | 9 | 6 | 6 | 24 | 38 | 1 | 2 | 5 | 9 | 30—40% |
| 对生 | 3 | 4 | 8 | 11 | 5 | 6 | 6 | 9 | 5 | 7 | 10 | 23 | 2 | 3 | 2 | 4 | 50—80% |
| 总数 | 4 | 7 | 11 | 20 | 5 | 11 | 6 | 18 | 11 | 13 | 34 | 61 | 3 | 5 | 7 | 13 | |
| 百分数 | 57% | | 55% | | 45% | | 33% | | 80% | | 55% | | 60% | | 53% | | |

表 3 两个“基本花冠型式”比较

| 基本花冠型式 | 无 齿 | | 有 齿 | | 有 喙 | | 长 管 | |
|------------|--------------------------------|----|-----|----|------------------------|----|------------------------|----|
| | 系数 | | 系数 | | 系数 | | 系数 | |
| | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 | 西藏 | 全国 |
| Capitata 型 | 0 | 5 | 0 | 0 | 8(80%) 东南 7 南 2 | 10 | 0 | 0 |
| Flammea 型 | 3(100%) 东南 6 南 3 西北 1 | 3 | 0 | 2 | 8(72%) 东南 14 南 6 | 11 | 4(66%) 东南 15 南 3 | 6 |

从表 2 可以看出：就对生叶序来看，本区所有比例都较多，一般在 50—80% 之间，而互生叶序除个别种类外仅占 30—40%。联系到花的进化征状来看，则以有喙、长管的组合所占比例较高，分别达 80%、60%。这些都是较为进化特征，因此，反映了本区进化特

点较高的种类较为丰富。另一方面无齿的原始类型也有 55—57% 的水平,这恰恰充分地反映出本区种的进化过程。

表 3 说明,“*Capitata* 型”在西藏地区缺乏无齿的原始类型,而有喙的进步类型却多达 80%,表明本区可能是“*Capitata* 型”的进化中心。而“*Flammea* 型”的无齿原始类型却占 100%,较进化的有喙类型同进化的长管类型分别占到 72% 与 66%,但缺少中间的有齿类型,说明进化是很活跃的。特别是本区东南部较南部的种类多达 1 倍以上,更说明是一个发生、分化强烈的地方。而西北地区却只有“*Flammea* 型”的较原始的无齿类型一种,其它类型均缺,说明它们在这区域极不活跃或缺。

从表 4 也可看出,本区东南地区的种类,除互生叶有齿外,各种类型均有,且多度上均超过其它两区。特别是西北地区除对生叶无齿类型较多外,其它征状均少或缺,说明本属植物在这里是不活跃的。

表 4 西藏各区种类特征比较

| 地区 \ 叶花 | 互 生 叶 | | | | 对 生 叶 | | | |
|---------|-------|----|----|----|-------|----|----|----|
| | 无齿 | 有齿 | 有喙 | 长管 | 无齿 | 有齿 | 有喙 | 长管 |
| 东南 | 6 | 0 | 35 | 20 | 28 | 10 | 15 | 1 |
| 南 | 4 | 0 | 15 | 6 | 5 | 1 | 10 | 1 |
| 西北 | 1 | 0 | 1 | 1 | 5 | 0 | 2 | 0 |

据上列表分析,从西藏马先蒿属植物的征状上可以看出演化关系如下:

(1) 本区种类虽为全国总类的 1/3,但从其进化特征来看,所属的种类最原始的和最前进的类型几乎各占 1/2 以上。说明进化过程活跃,进化征状较高的种类较为丰富。

(2) 各种类型的征状都有,唯独缺少互生叶、有齿组合征状(此类征状的种类在四川、云南有分布,但多分布于新疆、内蒙古至东北地区)。这反映了本区与邻近地区关系密切。而本区又有自己独特的环境,适应或限制了一些类型的发展。

(3) “*Capitata* 型”的花冠型式缺原始的无齿类型(此类型的种类在四川、云南有分布,但多见于我国东北部),而最高阶段的有喙类型所占的比例又多达 80%。说明本区可能是“*Capitata* 型”的进化中心。

(4) 本区东南部的种类,无论是叶互生、对生或花从原始的无齿到进化的有喙,有长管的各种类型占的比例都较南部或西北部大。说明这区在演化上也是最活跃的。

3. 花粉形态方面

马先蒿属植物的花粉据记载(钟补求、张金谈 1965 年)^[16]共有 4 种类型,即三沟、三合沟、二合沟及单沟(或沟不明显)(据全国 193 种花粉观察,只有扭盔马先蒿 *P. davidii* 及扭旋马先蒿 *P. torta* 两种是单沟类型。征状均为互生叶长喙,分布于四川、甘肃等地)。

根据西藏马先蒿有花粉形态记载的 49 种分析(表 5)。

从表 5 可以看出(1) 本区西北地区 9 种植物中,以三合沟花粉类型较多,为 6 种,占 66.6%,并多为无齿的原始类型花。

(2) 南部地区的 22 种植物中,二合沟花粉类型为 15 种,占 68.1%。均属进化的有喙

表 5 西藏各区种的花粉形态与花、叶征状关系

| 地 区 | 叶 花 花粉 形态 | 互 生 叶 | | | | | | | | | | | | 对 生 叶 | | | | | | | | | | | |
|-----|--------------------|--------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|
| | | 无 齿 | | | 有 齿 | | | 有 喙 | | | 长 管 | | | 无 齿 | | | 有 齿 | | | 有 喙 | | | 长 管 | | |
| | | 三 沟 | 三 合 沟 | 二 合 沟 | 三 沟 | 三 合 沟 | 二 合 沟 | 三 沟 | 三 合 沟 | 二 合 沟 | 三 沟 | 三 合 沟 | 二 合 沟 | 三 沟 | 三 合 沟 | 二 合 沟 | 三 沟 | 三 合 沟 | 二 合 沟 | 三 沟 | 三 合 沟 | 二 合 沟 | 三 沟 | 三 合 沟 | 二 合 沟 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 东 南 | | 1 | | | | | 6 | 3 | 5 | | | 7 | | 8 | 2 | | 3 | 3 | | 1 | 3 | | | | |
| 南 | | 1 | | | | | 2 | 2 | 5 | | | 4 | | 2 | | | | | | | 5 | | | | 1 |
| 西 北 | | 1 | | | | | | | 1 | | | 1 | | 3 | 1 | | 1 | | | 1 | | | | | |

及长管类型花。

(3) 相对的在东南部地区的 42 种植物中,进化的二合沟类型为 20 种,占 47.6%。较原始的三合沟类型为 16 种,占 38%。而独特的三沟类型为 6 种,占 14.2%,比例虽少,但几全为“*Capitata* 型”的种所占有。

(4) 从花粉类型与体态关系来看,互生叶无齿和对生叶无齿这一较原始的组合都与三合沟类型有密切的相关性。相对的较进化的有喙和长管类型花,无论是互生叶序还是对生叶序都与二合沟类型关系密切,特别是与长管类型花关系尤其明显。这些都说明二合沟和三合沟分别标志着花粉类型较进化或较原始。

根据上述分析,作者认为西藏东南部地区可能是本属的演化中心:

(1) 从西藏马先蒿植物的地理分布来看,在东南部地区不仅种类多,而且特有种多。

(2) 联系花、叶征状与演化的关系,在东南部地区,从原始到进化各种类型基本齐全。不仅有较原始的互生叶无齿和对生叶有齿的类型花,而且有更多的有喙、有管进化类型花,这有力地说明了该区在演化上是很活跃的。

(3) 在花粉形态方面,东南地区各种类型的花粉形态均有。尤以独特类型的三沟,原始的三合沟占绝对优势。而且具进化类型的二合沟花粉的种几乎全是属于有喙、长管类型花。演化的趋势和相关征状表现得如此明显,如此活跃。可见西藏的马先蒿属植物的演化中心在本区的东南部。

西藏东南部是横断山脉、念青唐古拉山脉和喜马拉雅山脉交汇的地方,地质构造较为复杂^[17]。据近代的板块学说和近年来我国对珠穆朗玛峰及青藏高原的科学考察,证明了整个喜马拉雅山脉及其南翼是冈瓦纳古陆的一部分。而喜马拉雅山脉以东的缅甸及我国云南、四川则属于劳亚古陆(欧亚板块)的东南缘。西藏东南察隅地区与四川西南部及云南西部至西北部,同属于被子植物发生前就存在的古老高地。并为一系列由东西走向逐渐转为南北走向的横断山脉的一部分。境内山高,谷狭,坡陡,山势险峻,重峦叠障,峡谷相间,河谷纵横交错。气候受到三大气流的影响(来自伊朗干燥区域的大陆气流、印度洋、孟加拉湾的气流及东南部和南部盛行的西南气流),且富有山地气候的垂直变化,和局部地区气候。岩石、土壤、坡向、坡度等自然条件错综复杂。加上复杂的历史发生上的影响,为植物的分化、发生和发展提供了有利的基础。况且还有川西、滇西北毗邻地区古老而丰富的植物区系的影响,还间接受到亚洲中部山地和喜马拉雅成分的影响,而使西藏东南部成为马先蒿属植物种类独特而丰富、征状高度的多样化和专化性强的演化中心。

三、西藏马先蒿属植物来源的探讨

Prain (1890 年) 是第一个对本属地理分布进行讨论的学者。他以本属的特有种百分比统计为基础, 而以叶、花特征为辅助, 把世界分为八个特产地区 (详见表 6)。此外还提出了四条经向的迁移路线, 即欧洲经向线、西伯利亚经向线、美洲经向线与日本经向线。这些路线的原始中心是环极地区。

其他学者如 Bonati (1918 年) 同意如此划分。并将自己的系统分八组, 分别放入 Prain 所划的八个区进行了比较。

钟补求 (1956 年) 基本上同意 Prain 的意见。并确定本属的原始中心是在格陵兰, 还将 Bonati 的八个表格简缩成一个表格 (表 6) 进行比较。

至于中国-喜马拉雅的马先蒿由何而来的问题, Prain 认为是由日本经向线投向中国, 而由此至喜马拉雅的。但钟补求对此持不同意见, 认为中国-喜马拉雅的马先蒿种类, 大部来自西伯利亚经向线 (不经日本), 部分是由土耳其斯坦直接南向, 经帕米尔达阿富汗和喜马拉雅的。

对上述持不同意见的学者第一个是 Limpricht (1920 年), 他提出阿尔泰-天山山脉是本属的摇床, 李惠林 (1949 年) 接受了这一说法。按李氏的见解其迁移路线有三条:

第一条向东, 经中国东北部达西伯利亚。再分三路, 一路向东北至极地, 一路跨海经阿拉斯加至北美, 一路向东南至日本。

第二条往西迁移, 经高加索至欧洲。

第三条向南迁移, 沿喜马拉雅山脉经中国西藏至中国山地。

因此西藏的马先蒿则是由南下的第三条迁移路线而来。

表 6 马先蒿属种类分布表
Prain 1890; Bonati 1918; 钟氏系统 1956

| 地 区 | 各地区总种数 | 各地区特有种数 | 两个种数的百分比 100 <small>特有种 所有种</small> |
|------------|--------|---------|---|
| 环极 | 22 | 11 | 50 |
| 欧洲 | 47 | 37 | 78.7 |
| 美洲 | 39 | 36 | 92.3 |
| 日本 | 12 | 9 | 75 |
| 西伯利亚-土耳其斯坦 | 63 | 42 | 66.7 |
| 高加索 | 18 | 14 | 77.7 |
| 中国西藏及其东邻省区 | 125 | 98 | 78.4 |
| 喜马拉雅-云南 | 130 | 106 | 81.4 |

我们通过对西藏马先蒿属植物的形态特征、演化、特有种类及毗邻地区本属植物地理分布情况分析, 认为西藏马先蒿属植物主要应来源于川西及滇西北山地, 其依据如下:

1. 西藏与川西、滇西北共有的种类多达 52 个。其中除分布于南部地区的聚花马先蒿 *P. confertiflora* 外, 几全为藏东南部所共有, 说明三地区关系极为密切。即使川西、滇西北无分布的种 (如图 1), 在西藏从东到西均有分布, 生长十分活跃, 属原始型对生叶无齿组合特征的头状花序的球花马先蒿 *P. globifera*, 特别与分布于川西与甘南的鸭首马先蒿 *P. anas*

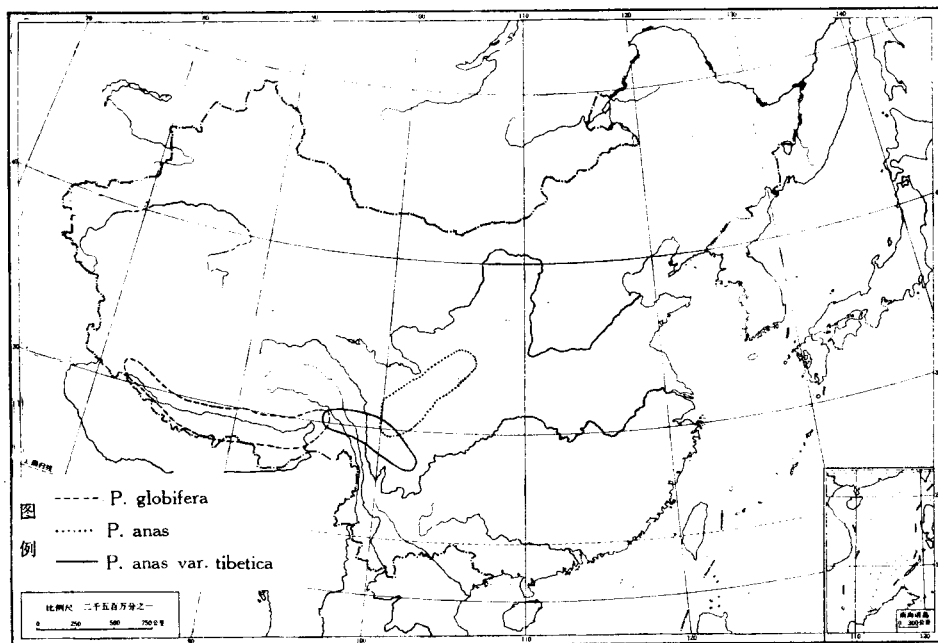


图1 川西的种向西藏伸延、演化示意图

近缘。而其变种藏鸭首马先蒿 *var. tibetica* 更向西迁移, 西端与球花马先蒿重叠。在形态上喙由直而短, 额多少凸起 → 喙较长 → 喙反翘向前上方, 额圆凸, 有全缘或具波状齿的鸡冠状凸起。它们形态与地理代替关系也清楚的表示出以川西为中心向西藏及其东北伸延的分布情况。

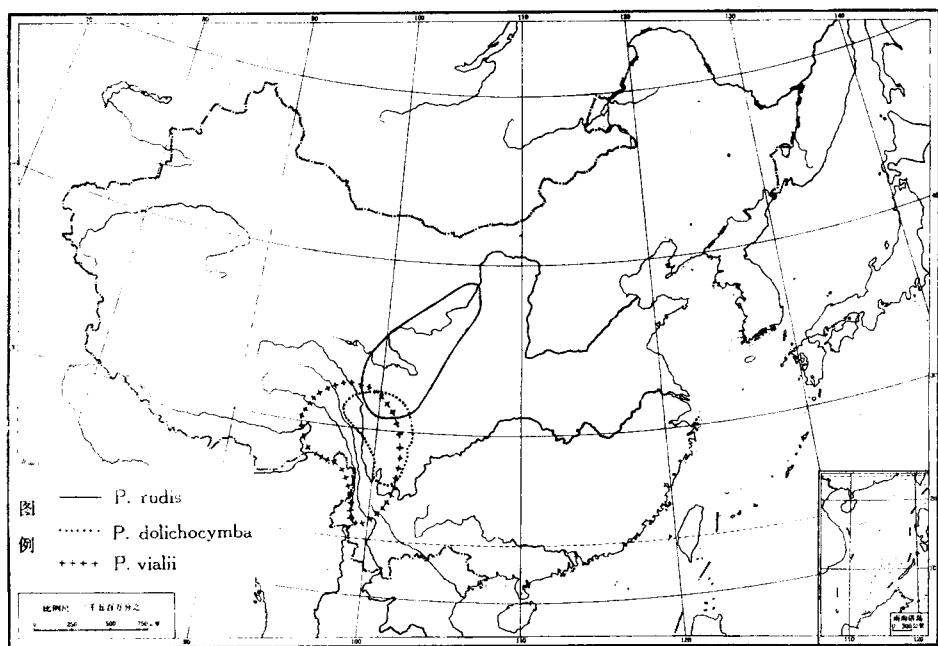


图2 西藏具独特的三沟花粉种几与川西、滇西北共有(示意图)

2. 西藏地区独特的具三沟花粉形态类型的种, 几全与川西、滇西北所共有(图 2), 如粗野马先蒿 *P. rudis*、长舟马先蒿 *P. dolichocymba*、举喙马先蒿 *P. vialii* 等。也可看出以川西、滇西北为中心的分布特点。

3. 我国西藏地区与缅甸、不丹、锡金、尼泊尔、克什米尔地区, 及我国新疆、青海、甘肃共同的种类多系广布种, 种类不多。此外有一部分还是川西、滇西北有分布的近缘种(图 3), 如互生叶、有喙的拟鼻花马先蒿 *P. rhinanthoides* 及其亚种大拟鼻花马先蒿 subsp. *labellata*, 互生叶、长管的管花马先蒿 *P. siphonantha* 及其变种蒿台管花马先蒿 var. *delavayi* 等从分布图上, 可以看出西藏与川西、滇西北在种的分化与产生上是密切相联的。

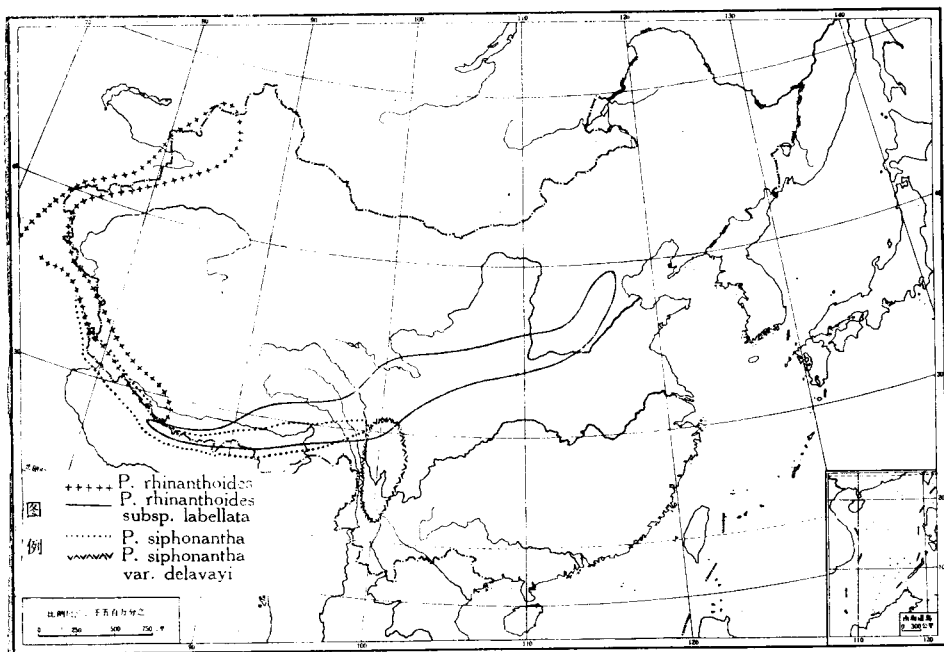


图 3 西藏的种类与川西、滇西北的亲缘(示意图)

4. 西藏地区缺少的互生叶有齿类型如假多色马先蒿 *P. pseudoversicolor* 等, 及“capitata 型”的原始的无齿类型, 如茨口马先蒿 *P. tsekouensis*、显盔马先蒿 *P. galeata* 等, 都在四川、云南有分布。但是, 与前种近缘的较高级的有喙类型, 短喙马先蒿 *P. wallichii*, 却十分活跃于藏东南及南部地区。而与后两种关系密切的近缘种、有更高演化的有喙类型鞭根马先蒿 *P. prainiana* 及狭裂马先蒿 *P. angustiloba*, 分别在西藏南部及东南部出现。它们十分特殊的征状与西藏近邻西北地区的种毫无关联, 而与四川、云南的种亲缘明显。这种现象只能解释为四川、云南的较原始类型的物种向西迁移的过程中, 由于高山山岳复杂的生境条件, 促使了一些种继续进一步演化。

5. 从西藏特有种的数量、征状在各区分布的比较(如图 4), 表明了西藏的马先蒿属植物是以互生叶具喙、具长管花的组合, 及对生叶无齿花这些较进化的组合为多数, 而原始的互生叶无齿花及最进化的对生叶有长管花的组合都不显著。说明这些特有种基本属于新生特有种现象^[18]。因为在本属的演化规律中, 他们以中间特征类型居多, 显示出演化活跃, 并才从别的种类中发展、分离出来, 而不可能是由于在其余分布区的消灭而成的孑遗

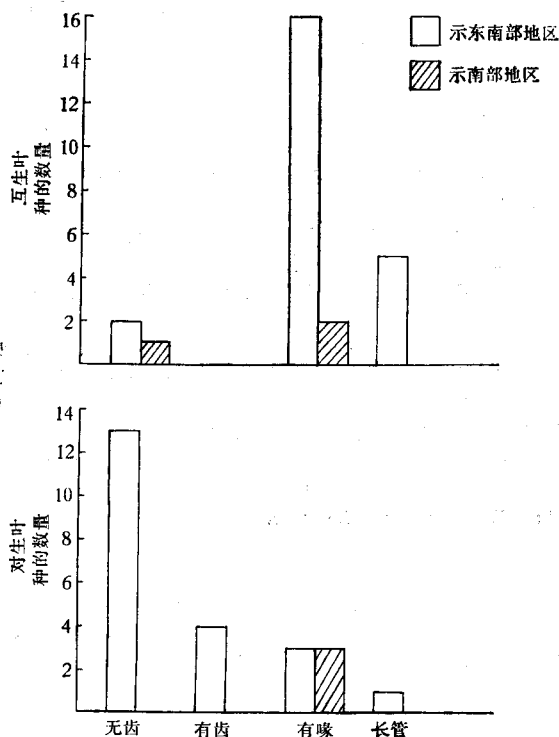


图4 西藏特有种的数量、征状在各区分布比较

特有种,这与所在的地史相对年轻多少有些相关。在各区种类的分布上,东南部为44,占全西藏88%;南部6,占全西藏12%;而西北部却无。说明西藏东南部与相邻的川西、滇西北地区远较其它地区的联系更为密切。如表6,在前人研究的植物区系划分中,中国西藏及其东邻省区与喜马拉雅-云南地区,实际上是主要指藏东南、川西及滇西北而言。这两地区的总种数明显的表示出是现代马先蒿属的分布中心。这可能也反映出两地区在地史上是密切相联的,由于最近喜马拉雅造山运动使两地有较大分隔,而在新的特殊的地理环境下,又演化发展出相应的特有的种类来。

6. 据大量的地史、植被资料^[19],西藏的植物区系没有古老的特征,区系植物是衍生的、综合的、年轻的。它的形成主要是由中国西部较古老的山脉的一些物种往西分布的结果。从我们对西藏马先蒿属植物的分析上,也进一步证实了这一论点。由于喜马拉雅地壳猛烈的隆起而产生的生境条件的突然改变,给予了种型的演化以显著的刺激力,诱发了骤然的突变,从而导向新种型的就地分化发展。这也是西藏马先蒿属植物特有种类多,衍生活跃,种类丰富的原因。

参 考 文 献

- [1] 吴征镒等, 1982: 西藏植物志, 科学出版社。
- [2] 钟补求等, 1963: 中国植物志, 第六十八卷, 科学出版社。
- [3] Steven, C., 1823: *Monographia Pedicularis*, in *M'em. Soc. Nat. Moscou*, 6(1): 60 pls. 1—17.
- [4] Bunge, A., 1841: Ueber eine neue Art der Gattung *Pedicularis*, in *Bull. Acad. St. P'etersb.*, 8: 241—253.

- [5] Bung, A., 1846: Ueber *Pedicularis comosa* L. und die mit ihr verwandten Arten, in *Bull. Phys.-Math. Acad. St. P'etersb.*, 1: 369—384.
- [6] ———, 1849: *Pedicularis*, in Ledebour, *Flora Ross.*, 3: 268—303.
- [7] Bentham, G., 1846: *Scrophulariaceae*, in DC. *Prodr. Syst. Nat. Regni Veget.*, 10: 560—582.
- [8] Maximowicz, C. J., 1888: *Pedicularis* L., *Synopsis generis nova*, in *Bull. Acad. St. P'etersb.*, 32: 515—619.
- [9] Prain, D., 1890: The species of *Pedicularis* of the Indian Empire and its frontiers. in *Ann. Bot. Gard. Cal.*, 3: 1—196.
- [10] Bonati, G., 1918: Le genre *Pedicularis* L. Morphologie, classification, distribution g'eographique, evolution et hybridation i—x. 1—168.
- [11] Limpricht, W., 1924: Studien über die Gattung *Pedicularis*, in *Fedde, Rep. Sp. Nov.*, 20: 161—265.
- [12] Hurusawa, S., 1947: The genus *Pedicularis*, in *Journ. Jap. Bot.* 21: 159—166. — 1848: l.c. 22: 11—16, 70—76, 178—184. — 1949: l.c., 23: 20—24, 106—112.
- [13] Li Hui-lin, 1948: A Revision of the genus *Pedicularis* in China, in *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 100: 205—378. pls. 15—23. — 1949: l.c., 101: 1—214. pls. 1—16.
- [14] 钟补求, 1955: 马先蒿属的一个新系统, 植物分类学报, 4(2—4): 71—147. — 1956: l.c., 5(1): 19—73, 5(4): 205—278. — 1961: l.c., 9(3—4): 230—274.
- [15] Li Hui-lin, 1951: Evolution in the flowers of *Pedicularis*, *Evolution.*, 5: 158—164.
- [16] 钟补求、张金谈, 1965: 马先蒿的花粉形态和其与分类系统的关系, 植物分类学报, 10(3): 257—281, 10(4): 357—374.
- [17] 亚洲地质图编图组, 1978: 亚洲地层与地质历史概述, 地质学报, 52(3): 194—207.
- [18] 凡尔纳、罗特玛勒著, 1959: 普通植物分类学与分布学, 章鹏高译, 科学出版社。
- [19] 吴鲁夫, 1964: 历史植物地理学, 仲崇信等译, 科学出版社。

ON THE ORIGIN AND EVOLUTION OF THE GENUS PEDICULARIS L. IN XIZANG

YANG HAN-PI

(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

The present paper is a preliminary research of the taxonomy, evolution, geographical distribution and origin of the species of the Genus *Pedicularis* L. in Xizang plateau. It may be summed up as follows:

1. There are 108 species of *Pedicularis* in Xizang, representing about 33% of the total species of the genus known in China. Among these species, there are 35 endemics, about 35.9% of the total species of the genus, this is especially true in Southeastern Xizang. Where there are 82.7% of total species of Xizang and 88% of endemics reported.

2. According to the relationships of the morphology of flower, leaf and evolution, the genus *Pedicularis* in Southeastern Xizang seems very active in evolution, because there is a wide range of flower types varying from the primitive alternate-toothless and opposite-toothed to the advanced beaked and long-tubed corolla-types.

3. There are almost all morphological types of the pollen, especially, the primitive particular tricolpate type is decidedly dominant, and the species with derived type of bicolpate pollen almost all belong to the beaked, long-tubed type of flowers; therefore, the evolutionary tendency and correlation between two types is very clear.

According to above conditions, it may be considered that Southeastern Xizang is the evolutionary centre of the Genus *Pedicularis* L.

4. Basing upon the floristic-geographical analysis of neighbouring regions, we may consider that the members of genus *Pedicularis* in Xizang mainly come from the East, i.e. the mountains of the plateau frontier in Western Sichuan and Northwestern Yunnan.

Finally, the floral relationships with other regions such as Buthan, Nepal, Xinjiang and Qinghai, Gansu, etc. are not so close, because the species in common are not very many and usually widely distributed species.